

УДК 576.893.19 : 598.2 : 591.543.43

ПАРАЗИТЫ КРОВИ ПТИЦ
БЕЛОМОРСКО-БАЛТИЙСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ МИГРАЦИИ
2. ФАУНА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕМОПРОТЕУСОВ
(SPOROZOA, HAEMOSPORIDIA)

Г. А. Валькюнас

У птиц Беломорско-Балтийского направления миграции обнаружена инвазия 16 видами гемопротеусов. Обсуждаются проблема вида и трудности видовой дифференциации гемоспоридий птиц.

Паразитические простейшие крови птиц изучены недостаточно. Данные по фауне и распространению гемоспоридий (Haemosporidia) у птиц на Северо-Западе СССР очень скудные (Догель, Навцевич, 1936; Марков, 1939; Никитин, 1927; Соколова, 1959; Тартаковский, 1913). Кровепаразиты птиц в Прибалтийских советских республиках ранее не изучались. До последнего времени не известен даже видовой состав этих паразитов, не говоря уже об их экологии, биологии, распространении и жизненных циклах. Это побудило нас провести данное, пока что рекогносцировочное исследование, целью которого было изучение фауны и распространения гемоспоридий у птиц известного Беломорско-Балтийского направления миграции. Данная статья посвящена гемопротеусам (Haemoproteidae).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1978—1982 гг. на биологической станции Зоологического института АН СССР на Куршской косе Балтийского моря. Всего обследована кровь у 2605 птиц, относящихся к 86 видам и 12 отрядам. Кровь брали только у живых птиц при срезе коготка одной из лапок, а иногда из вены крыла и из сердца. От 26 птиц приготовлены отпечатки внутренних органов. Мазки крови и мазки-отпечатки высушивали на воздухе, фиксировали метанолом и в лаборатории окрашивали по методу Романовского—Гимзы. Препараты просматривали под иммерсионной системой (об. 90, ок. 7) в среднем 30 мин (не менее 600 полей зрения). Для более точной диагностики плазмодиев мазки от 35 птиц просматривались под иммерсией 2—3 ч. Кровяные стадии гемоспоридий легко подвержены деформации и искривлению при приготовлении препаратов, поэтому изучение морфологии простейших проводили только в тех частях мазков, где не было больших скоплений эритроцитов. Вывод о наличии у одного хозяина инвазии разными видами гемоспоридий, относящихся к одному роду, делался при обнаружении в мазке пяти типичных для того или иного вида гаметоцитов в случае инвазии гемопротеусами и трех — в случае инвазии лейкоцитозоонами (Leucosutozoidae). Систематика птиц приводится по Иванову и Штегману (1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая дифференциация простейших крови птиц представляет большую трудность. Это связано, во-первых, с тем, что большинство видов описаны еще в прошлом столетии или в начале нашего века и содержат неполные описания,

часто лишены морфометрических данных и иллюстраций. Многие первоописания этого периода построены на нетипичном материале (кровь из мертвых птиц). Переописания многих таких «видов» отсутствуют. Во-вторых, большинство видов до середины XX века описаны по принципу «новый хозяин—новый вид паразита», приведшего к накоплению огромного количества ничтожно различающихся между собой форм как самостоятельных видов и завело систематику гемоспоридий птиц в тупик, лишая категорию вида всякого биологического смысла. Большинство современных исследователей отвергают такой подход к проблеме. Однако отсутствие хороших описаний затрудняет проведение синонимизации. В-третьих, простейшие крови птиц изучены чрезвычайно слабо и использование современных методов систематики в применении к ним оказывается невозможным. Ничего не известно о полиморфизме видов гемоспоридий, их изменчивости. В-четвертых, специфичность гемоспоридий, справедливо используемая как один из важных критериев при видовой дифференциации, изучена очень плохо. В большинстве работ мы встречаемся лишь с постулированием того или иного круга хозяев для той или иной группы паразитов в лучшем случае с использованием весьма ограниченных экспериментальных данных по перекрестному заражению.

Учитывая вышеизложенное, мы считаем, что построение системы гемоспоридий птиц на видовом уровне в настоящее время весьма далеко от окончательного решения. Необходимы новые исследования по изучению морфологии всех стадий жизненного цикла с привлечением биометрических методов, сведений о патогенности, использование новых методов систематики. Однако трудно согласиться с некоторыми исследователями, доказывающими преждевременность видовой дифференциации простейших крови птиц. Морфологические критерии остаются основными для биологической концепции (Vosquet e. a., 1980). Детальное изучение морфологии и, в частности, хорошо доступных кровяных стадий крайне необходимо для проведения первого этапа ревизии видового состава изучаемых групп паразитических простейших. Прекрасные обзорные работы по фауне гемопротеусов у птиц, выполненные в последнее десятилетие, являются лучшим доказательством этого (Bennett, 1980; Bennett, Campbell, 1972; Bennett, Campbell, 1973; Bennett e. a., 1972; Bennett e. a., 1975b, 1975c; Bennett, Peirce, 1981; Forrester e. a., 1977; White, Bennett, 1978; Williams e. a., 1975). Сложность видовой дифференциации гемоспоридий птиц, а также недостаточное внимание, уделяемое этой проблеме в отечественной литературе, побудило нас подробнее остановиться на ее обсуждении.

Определение гемоспоридий мы строили, во-первых, на детальном изучении морфологии кровяных стадий паразитов с обязательным учетом многих признаков. Экзоэритроцитарные стадии описаны у немногих видов и в настоящее время не могут широко использоваться не только для дифференциации видов, но и родов гемоспоридий (Garnham, 1966). Во-вторых, учитывалась специфичность. На основании имеющихся экспериментальных данных выделяли максимальный теоретически возможный круг хозяев, занимающих определенное положение в системе. Все морфологические идентичные формы в пределах данного круга хозяев считали одним видом, а морфологически различные — разными видами. Морфологически идентичные формы у разных групп хозяев считали различными видами. Как исключение выделяли немногочисленные случаи с экспериментально подтвержденными отклонениями в предложенной схеме: экспериментальное доказательство наличия узкоспецифичных видов-близнецов (*H. palumbis*, *H. columbae*, *L. sakharoffi*, *L. laverani*), морфологически близкие виды с различными ареалами. Предложенная схема не претендует на окончательное решение проблемы, однако накладывает ограничения на описание морфологически идентичных форм как самостоятельных видов и, таким образом, облегчает проведение синонимизации, позволяя на первом этапе ревизии видового состава гемоспоридий птиц вывести систематику некоторых групп из тупика. Выделение морфологически идентичных форм в пределах определенного круга хозяев также подготавливает почву для дальнейших теоретических и экспериментальных исследований с целью построения более совершенной системы. Реализация этой общей схемы в различных семействах гемоспоридий проводилась специфически.

Подавляющее большинство видов гемопротеусов описано на основе морфологии кровяных стадий — гаметоцитов. Другие стадии жизненного цикла описаны лишь у немногих видов и в настоящее время не могут широко использоваться при видовой дифференциации. Поэтому приходится ограничиться морфологией гаметоцитов в крови. Несмотря на недостатки такого метода он имеет и очевидные преимущества. Во-первых, это наиболее быстрый и простой метод. Во-вторых, он дает хорошие результаты в диагностике ввиду того, что сроки существования гаметоцитов в крови птиц относительно продолжительные. В-третьих, использование крови позволяет широко применять методы прижизненного для хозяина сбора паразитологического материала, что открывает широкие возможности проведения паразитологических работ в комплексе с орнитологическими исследованиями и, таким образом, решать проблему сбора материала без нанесения ущерба авифауне. При массовом обследовании птиц последнее оказывается немаловажным.

Специфичность гемопротеусов в последние годы широко обсуждается в литературе. Беннет и соавторы (Bennett e. a., 1972), проанализировав экспериментальные данные (авторы цитируют работы Fallis, Bennett, 1960; Fallis, Wood, 1957; Khan, Fallis, 1971), постулировали специфичность гемопротеусов на уровне семейств птиц. Эта точка зрения поддержана многими исследователями (Bennett, Campbell, 1973; Bennet e. a., 1975b; Bennett e. a., 1975c; Forrester e. a., 1977; Williams e. a., 1975). Хан и Фаллис (Khan, Fallis, 1971) в экспериментах с *Haemoproteus (Parahaemoproteus) velans* в качестве донора и реципиента паразита использовали один вид птиц (*Sphyrapicus varius*). Поэтому о специфичности гемопротеусов по данной работе судить невозможно, в равной мере как по работе Фаллиса и Ууда (Fallis, Wood, 1957), где в качестве донора и реципиента *P. (H.) nettionis* использовались домашние белые пекинские утки. Лишь в работе Фаллиса и Беннета (Fallis, Bennett, 1960) содержатся сведения о специфичности гемопротеусов. Авторам удалось экспериментально заразить видом *H. canachites* (= *H. mansonii*), описанного у дикуши (Galliformes: Tetraonidae: *Canachites canadensis*), воротничкового рябчика (Tetraonidae: *Bonasa umbellus*), но не смогли заразить трех уток (Anseriformes), одного яванского воробья (Passeriformes) и одного голубя (Columbiformes). По результатам данной работы трудно сделать вывод о специфичности гемопротеусов птицам на уровне семейств. Однако с уверенностью можно констатировать факт отсутствия передачи инвазии между хозяевами, относящимися к разным отрядам. До проведения дополнительных экспериментальных исследований мы предлагаем рассматривать отряды птиц как максимальный уровень специфичности гемопротеусов. Морфологически идентичные формы гаметоцитов гемопротеусов в пределах одного отряда птиц мы считаем одним видом, а в разных — разными видами. Подобный подход к определению видов гемопротеусов подготовлен работами Беннета и соавторов (1975b), высказавших гипотезу о возможности заражения птиц различных семейств в пределах одного отряда одним и тем же видом гемопротеусов в случае, если хозяева обитают в сходной экологической обстановке; Беннета и Кемпбелла (1972), показавших присутствие *H. danilewskii* у дроздовых (Passeriformes: Turdidae), хотя вид описан у врановых (Passeriformes: Corvidae); Беннета (1980) и Беннета и Лэрда (Bennett, Laird, 1973), рассматривающих *H. fringillae* как космополита у воробьиных птиц.

Экспериментальные данные о специфичности гемопротеусов голубей к хозяевам на уровне видов (суммировано Baker, 1975) мы рассматриваем как исключение из общего правила. Активный образ жизни птиц, миграции, кочевки, большие суточные перемещения существенно расширяют возможность контакта хозяев друг с другом и с переносчиком. В процессе эволюции это несомненно должно сказываться на подавлении естественного иммунитета и расширении круга хозяев (Garnham, 1965). У немигрирующих птиц, ведущих оседлый образ жизни и имеющих ограниченные ареалы обитания, в процессе географической изоляции могут формироваться узкоспецифичные виды паразитов. Однако таких птиц меньшинство (Михеев, 1971). Не отрицая возможности существования среди гемоспоридий птиц ойоксенных видов, на современном уровне знаний

Видовой состав гемопротеев, выявленных у птиц на Куршской косе (1978—1982 гг.)

Вид птиц	Обследовано	Заражено	Число особей птиц, зараженных гемопротеезом																
			<i>H. danilewskii</i>	<i>H. hedymelis</i>	<i>H. fringillae</i>	<i>H. zosteropsis</i>	<i>H. pastoris</i>	<i>H. anthi</i>	<i>H. orizivora</i>	<i>H. killangoi</i>	<i>H. lanii</i>	<i>H. fallisi</i>	<i>H. majoris</i>	<i>H. buteonis</i>	<i>H. hirundinis</i>	<i>H. scolopaci</i>	<i>H. turtur</i>	<i>H. noctuae</i>	<i>H. sp.</i>
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i>	21	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
Обыкновенная горлица <i>Streptopelia turtur</i>	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	1
Серая неясыть <i>Strix aluco</i>	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Ушастая сова <i>Asio otus</i>	28	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i>	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Береговушка <i>Riparia riparia</i>	35	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—
Городская ласточка <i>Delichon urbica</i>	52	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	—	—	—	2
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	17	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i>	13	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сорокопут — жулан <i>Lanius collurio</i>	18	6	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i>	84	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
Лесная завирушка <i>Prunella modularis</i>	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Обыкновенный соловей <i>Luscinia luscinia</i>	10	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	22	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i>	14	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Черный дрозд <i>Turdus merula</i>	22	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	4
Певчий дрозд <i>T. philomelos</i>	28	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	1
Рябинник <i>T. pilaris</i>	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—
Белобровик <i>T. iliacus</i>	17	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Сверчок <i>Locustella naevia</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Тростниковая камышевка <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	11	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Камышевка-барсучок <i>A. schoenobaenus</i>	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Болотная камышевка <i>A. palustris</i>	4	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пересмешка <i>Hippolais icterina</i>	277	185	—	—	24	9	—	—	91	2	—	—	—	—	—	—	—	—	73
Садовая славка <i>Sylvia borin</i>	35	19	—	—	4	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Ястребинная славка <i>S. nisoria</i>	17	15	—	—	2	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10

Таблица 1 (продолжение)

Вид птиц	Обследовано	Заражено	Число особей птиц, зараженных гемопротеусом																
			<i>H. danilevskii</i>	<i>H. hedymetis</i>	<i>H. fringillae</i>	<i>H. zosteropsis</i>	<i>H. pastoris</i>	<i>H. anthi</i>	<i>H. orizivora</i>	<i>H. killangoi</i>	<i>H. lani</i>	<i>H. fallisi</i>	<i>H. majoris</i>	<i>H. buteonis</i>	<i>H. hirundinis</i>	<i>H. scolopaci</i>	<i>H. turtur</i>	<i>H. noctuae</i>	<i>H. sp.</i>
Славка-черноголовка <i>S. atricapilla</i>	190	132	—	—	28	—	—	—	43	—	—	—	—	—	—	—	—	—	70
Серая славка <i>S. communis</i>	39	22	—	—	10	1	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	44	15	—	—	—	6	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	71	20	3	—	—	2	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Пеночка-трещотка <i>Ph. sibilatrix</i>	26	5	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Серая мухоловка <i>Muscicapa sriata</i>	18	9	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	5
Мухоловка-пеструшка <i>M. hypoleuca</i>	30	8	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Пухляк <i>Parus montanus</i>	11	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Большая синица <i>P. major</i>	110	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	6
Лазоревка <i>P. coeruleus</i>	27	4	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1
Хохлатая синица <i>P. cristatus</i>	21	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	1
Московка <i>P. ater</i>	31	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	1
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i>	13	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Садовая овсянка <i>E. hortulana</i>	12	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	634	283	—	—	246	—	—	—	32	—	3	—	—	—	—	—	—	—	22
Юрок <i>F. montifringilla</i>	65	8	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Зеленушка <i>Chloris chloris</i>	10	5	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чиж <i>Spinus spinus</i>	83	4	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чечетка <i>Acanthis flammea</i>	4	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Коноплянка <i>Cannabina cannabina</i>	8	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	32	5	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>	50	10	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	12	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	14	12	—	2	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	43	8	—	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Иволга <i>Oriolus oriolus</i>	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Сойка <i>Garrulus glandarius</i>	39	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

следует признать их исключением из общего правила. Будущие экспериментальные работы внесут окончательную ясность в этот вопрос.

У птиц паразитируют представители двух родов гемопротееусов — *Haemoproteus* и *Parahaemoproteus*, переносчиками которых являются различные кровососы (Bennett e. a., 1965). Диагностика родов путем микроскопии сухих мазков крови невозможна. До изучения жизненных циклов гемопротееусов невозможно отнести их ни к одному роду. Правильнее всех гемопротееусов относить к *Haemoproteus sensu latu*, как это предложено Гарнемом (Garnham, 1966).

Результаты проведенной дифференциальной диагностики гемопротееусов представлены в табл. 1. *H. danilewskii* обнаружен нами у трех видов воробьиных. Литературные данные по распространению этого паразита чрезвычайно запутаны. Многие исследователи использовали это видовое название для самых различных морфологических форм гемопротееусов, считая, часто без достаточных оснований, этих паразитов неспецифичными. Экспериментальные данные по изучению специфичности *H. danilewskii*, как и большинства других видов, отсутствуют. Трудно согласиться с исследователями, которые предлагают ограничить распространение этого вида птицами семейства врановых. Наличие *H. danilewskii* у дроздовых показано Беннетом и Кемпбеллом (1972). У воробьиных птиц в СССР *H. danilewskii* находили многие исследователи (Глущенко, 1963; Крылов, Крылова, 1979; Марков, 1939; Субхонов, 1976; Якунин, Жазылтаев, 1977). Если ограничить распространение *H. danilewskii* только врановыми, то у воробьиных птиц придется описать по меньшей мере десяток новых видов, морфологически неотличимых от него. Это внесет существенную путаницу в систему. До экспериментального подтверждения специфичности *H. danilewskii* мы считаем целесообразным использовать это видовое название для гемопротееусов воробьиных птиц, морфология гаметоцитов которых строго подходит под его описание. Обнаруженные нами гаметоциты *H. danilewskii* были крупными, полностью или почти полностью окружали ядро эритроцита, не смещая его. Пигментные гранулы мелкие, точечные, их число 15—28 (в среднем 22.7). *H. danilewskii* у сойки ранее находила Буртикашвили (1978), а у пеночек — Муратов и другие (1971), Якунин (1972), Якунин и Жазылтаев (1977).

Согласно литературным данным, *H. fringillae* является космополитом (Bennett, Laird, 1973). Этот паразит широко распространен у вьюрковых (Fringillidae), а также обнаружен у воробьиных из 15 семейств (Bennett, 1972; Bennett e. a., 1974a, 1974b, 1974c; Bennett e. a., 1980; Bennett, Herman, 1976; Peirce, 1981; Peirce, Mead, 1978; Shamsuddin, Mohammad, 1980). Морфологически *H. fringillae* хорошо отличается от других гемопротееусов воробьиных и его дифференциальная диагностика не представляет затруднений. Такое же широкое распространение имеет близкий вид *H. orizivora*, зарегистрированный многими исследователями в Западной Европе, Африке, Азии и Северной Америке у воробьиных из 13 семейств (Bennett e. a., 1974a, 1974c; Bennett e. a., 1975a; Bennett e. a., 1980; Bennett, Herman, 1976; Peirce, 1981). В СССР *H. orizivora* обнаружен впервые.

Большой интерес представляет первая находка *H. hedymelis* в Палеарктике. В отличие от широко распространенного у воробьиных *H. fringillae* этот паразит никогда не образует «выемки» между мембранами эритроцита и гаметоцита, хотя отсутствие контакта между ними может наблюдаться. Вид характеризуется сильным смещением ядра эритроцита и имеет хорошо выраженную тенденцию к его окружению. Пигментные гранулы крупные, компактные, их число у макрогаметоцитов в среднем 9.2; у микрогаметоцитов — 7.4. Зараженный эритроцит не гипертрофирован или очень слабо гипертрофирован. Ядро макрогаметоцитов почти круглое, расположено ближе к концу гаметоцита. *H. hedymelis* регистрируется в мире относительно редко.

У 4 видов славковых (Sylviidae) нами обнаружены гемопротееусы, морфологически неотличимые от *H. zosteropis*, впервые описанного у белоглазковых (Zosteropidae) (Bennett, Peirce, 1981). Мы считаем нецелесообразным давать найденным паразитам новые видовые названия только из-за того, что они найдены у птиц другого семейства. До проведения экспериментальных исследований мы относим этих паразитов к виду *H. zosteropis*. Они похожи на *H. hedymelis*, отличаясь более крупными размерами, большим числом пигментных гранул

(в среднем 15.1 — у макрогаметоцитов и 14.2 — у микрогаметоцитов), слабым смещением ядра эритроцита и всегда присутствующей гипертрофией клетки хозяина. Аналогичные рассуждения использованы при определении *H. killan-goi*, *H. lanii*, *H. fallisi*, выявленных у хозяев, относящихся к другим семействам воробьиных птиц по сравнению с первоописанием.

Гемопротейсы скворцов отнесены нами к *H. pastoris* de Mello, 1935. Овальные гаметоциты, описанные де Мелло (1937, табл. 66, В), нами обнаружены не были. Наличие почти круглых гаметоцитов в описании де Мелло, по-видимому, является результатом обследования крови у отстрелянных (мертвых) птиц: округление — типичное изменение формы зрелых гаметоцитов при подготовке их к половому процессу. *H. pastoris* отличается от близкого вида *H. sturni* характером пигментированности гаметоцитов.

Гемопротейсы из крови перепелятника больше всего подходят под описание *H. buteonis*, хотя размеры обнаруженных паразитов были крупнее (в среднем $19.7 \times 3.4 \mu$ у макрогаметоцитов). Эти паразиты похожи также на *H. tinnunculi*, но отличаются от этого вида меньшим числом более крупных пигментных гранул (у макрогаметоцитов в среднем 11.6, у микрогаметоцитов — 10.1) и меньшим смещением ядра эритроцита.

Большой интерес представляет обнаружение у одного хозяина инвазии гемоспоридиями, относящимися к одному роду (далее — смешанная инвазия). Обнаруженные нами случаи смешанной инвазии одного хозяина разными видами гемопротейсов суммированы в табл. 2. Смешанная инвазия гемопротейсами у птиц регистрировалась многими исследователями (Bennett e. a., 1974a, 1974c; Coatney, Roudabush, 1937; Greiner, 1975; Shamsuddin, Mohammad, 1980). Смешанная инвазия видами *Plasmodium* общеизвестна. Заражение одного хозяина разными видами *Leucocytozoon* ранее также отмечалось (Bennett, Cameron, 1975; Bennett e. a., 1974a; Greiner, 1976; Peirce, 1979). Возможность заражения одного хозяина разными видами гемоспоридий объясняется не только реальной возможностью перезаражения, но также способностью некоторых кровососов быть переносчиками для нескольких видов кровепаразитов (Bennett, Laird, 1973). Относительно широкое распространение смешанной инвазии существенно затрудняет видовую дифференциацию гемоспоридий, требуя в каждом конкретном случае самого детального анализа морфологии обнаруженных кровяных стадий паразитов. Это делает очевидным ошибочность достаточно широко распространенного в литературе подхода к определению гемоспоридий, когда обнаруженных у птиц простейших относят к видам ранее описанным у этих хозяев или систематически им близких.

Т а б л и ц а 2

Распространение смешанной инвазии видами *Haemoproteus* у воробьиных птиц Беломоро-Балтийского направления миграции (1978—1982 гг.)

Вид птиц	Вид паразитов				
	<i>H. fringillae</i> <i>H. orizivora</i>	<i>H. fringillae</i> <i>H. hedymelis</i>	<i>H. fringillae</i> <i>H. lani</i>	<i>H. fringillae</i> <i>H. majoris</i>	<i>H. orizivora</i> <i>H. zosteropsis</i>
Зяблик	18/283	—	2/283	—	—
Чечевица	—	1/5	—	—	—
Пересмешка	12/185	—	—	—	2/185
Славка-черноголовка	9/132	—	—	—	—
Славка-завирушка	—	—	—	—	1/15
Лазоревка	—	—	—	1/4	—

П р и м е ч а н и е. В числителе — абсолютное число птиц со смешанной инвазией, в знаменателе — абсолютное число птиц, зараженных гемопротейсами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время имеется еще очень мало данных, на основании которых можно было бы провести ревизию сем. *Haemoproteidae* на уровне видов. До проведения новых экспериментальных исследований с целью предотвращения

путаницы в системе Haemoproteidae предлагается ограничить круг хозяев для видов гемопротеусов отрядами птиц. Только для видов с экспериментально доказанной более узкой или широкой специфичностью следует делать исключения. Детальное изучение морфологии кровяных стадий с привлечением биометрических методов — основа видовой дифференциации гемопротеусов на современном уровне знаний.

Птицы Беломорско-Балтийского направления миграции экстенсивно заражены гемопротеусами (34.8 %). Фауна этих паразитов представлена 16 видами. Чаще всего у воробьиных птиц находили *H. fringillae*, который наиболее типичен для вьюрковых и может быть рекомендован в качестве объекта для экспериментальных исследований с гемопротеусами в Палеарктике. Смешанная инвазия видами гемопротеусов обнаружена у 46 птиц шести видов. Находили смешанную инвазию только у воробьиных. *H. hedymelis* и *H. killangoi* впервые найдены у птиц в Палеарктике. *H. orizivora*, *H. zosteropsis* впервые обнаружены у птиц в СССР. Все отмеченные паразиты, за исключением *H. fringillae* и *H. daniilewskii*, впервые регистрируются у птиц, гнездящихся на Северо-Западе СССР и летящих на зимовки в Беломорско-Балтийском направлении.

Л и т е р а т у р а

- Б у р т и к а ш в и л и Л. П. Паразиты крови диких птиц Грузии. Тбилиси, Мецниерева, 1978. 123 с.
- Г л у щ е н к о В. В. Паразитофауна крови домашних и диких птиц Киевского полесья. — Автореф. канд. дис. Киев, 1963. 18 с.
- Д о г е л ь В. А., Н а в ц е в и ч Н. Паразитофауна городской ласточки. — Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1936, № 7, вып. 3, с. 80—113.
- И в а н о в А. И., Ш т е г м а н Б. К. Краткий определитель птиц СССР. Изд. 2-е, Л., Наука, 1978. 560 с.
- К р ы л о в М. В., К р ы л о в а Н. П. Паразитические Protozoa в крови диких позвоночных Таджикистана. — В сб.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л.), 1979, т. 87, с. 98—113.
- М а р к о в Г. С. Динамика паразитофауны скворца. — Уч. зап. ЛГУ, Сер. биол., 1939, № 43, вып. 11, с. 172—212.
- М и х е е в А. В. Перелеты птиц. М., Лесная пром., 1971. 208 с.
- М у р а т о в Е. А., С у б х о н о в М., М и р з о б а х о д у р о в М. Кровепаразиты диких птиц Таджикистана. — Изв. АН ТаджССР, отд. биол. н., 1971, т. 43, вып. 2, с. 82—85.
- Н и к и т и н С. А. Материалы по паразитам крови северных позвоночных. — Рус. журн. троп. мед., 1927, № 5, с. 350—356.
- С о к о л о в а Г. А. Динамика паразитофауны зяблика (*Fringilla coelebs* L.). — Вест. ЛГУ. Сер. биол., 1959, вып. 1, № 3, с. 83—90.
- С у б х о н о в М. К фауне кровепаразитов из рода Haemoproteus Kruse в Таджикистане. — В сб.: Проблемы протозоологии. Матер. II съезда Всес. об-ва протозоол. Ч. 1. Киев, Наукова Думка, 1976, с. 131—132.
- Т а р т а к о в с к и й М. Г. Объяснения к экспонатам лаборатории на Всероссийской гигиенической выставке в г. С.-Петербурге. 1913. 106 с.
- Я к у н и н М. П. Кровепаразиты диких птиц юго-востока Казахстана. — Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 1972, т. 33, с. 69—79.
- Я к у н и н М. П., Ж а з ы л т а е в Т. А. Паразитофауна крови диких и домашних птиц Казахстана. — Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 1977, т. 37, с. 124—148.
- B a k e r J. R. Epizootiology of some haematozoic protozoa of English birds. — J. Nat. Hist., 1975, vol. 9, N 6, p. 601—609.
- B e n n e t t G. F. Blood parasites of some birds from Labrador. — Can. J. Zool., 1972, vol. 50, N 3, p. 353—356.
- B e n n e t t G. F. Avian Haemoproteidae. 14. The haemoproteids of the avian family Rallidae. — Can. J. Zool., 1980, vol. 58, N 3, p. 321—325.
- B e n n e t t G. F., C a m e r o n M. F. Mixed infections of species of Leucocytozoon in individual birds from Atlantic Canada. — J. Parasitol., 1975, vol. 61, N 6, p. 1091—1095.
- B e n n e t t G. F., C a m e r o n M., W h i t e E. Hematozoa of the passeriforms of the Tantramar Marshes, New Brunswick. — Can. J. Zool., 1975a, vol. 53, N 10, p. 1432—1442.
- B e n n e t t G. F., C a m p b e l l A. G. Avian Haemoproteidae. I. Description of Haemoproteus fallisi n. sp. and a review of the haemoproteids of the family Turdidae. — Can. J. Zool., 1972, vol. 50, N 10, p. 1269—1275.
- B e n n e t t G. F., C a m p b e l l A. G. Avian Haemoproteidae. III. Description of Haemoproteus fusca sp. n. and redescription of Haemoproteus halcyonis de Mello, 1935, parasites of the kingfisher family Alcedinidae. — J. Parasitol., 1973, vol. 59, N 2, p. 337—343.

- Bennett G. F., Campbell A. G., Cameron M. Hematozoa of passeriform birds from insular Newfoundland. — Can. J. Zool., 1974a, vol. 52, N 6, p. 765—772.
- Bennett G. F., Forrester D. J., Greiner E. C., Campbell A. G. Avian Haemoproteidae. 4. Description of *Haemoproteus telfordi* sp. nov. and a review of the haemoproteids of the families Gruidae and Otidae. — Can. J. Zool., 1975b, vol. 53, N 1, p. 72—81.
- Bennett G. F., Garnham P. C. C., Fallis A. M. On the status of the genera *Leucocytozoon* Ziemann, 1898 and *Haemoproteus* Kruse, 1890 (Haemosporidiidae: Leucocytozoidae and Haemoproteidae). — Can. J. Zool., 1965, vol. 43, N 6, p. 927—932.
- Bennett G. F., Greiner E. C., Campbell A. G. Avian Haemoproteidae. 5. The haemoproteids of the family Threskiornithidae. — Can. J. Zool., 1975c, vol. 53, N 5, p. 634—638.
- Bennett G. F., Herman C. M. Blood parasites of some birds from Kenya, Tanzania and Zaire. — J. Wildl. Dis., 1976, vol. 12, N 1, p. 59—65.
- Bennett G. F., Laird M. Collaborative investigations into avian malaria: an international research programme. — J. Wildl. Dis., 1973, vol. 9, N 1, p. 26—28.
- Bennett G. F., Mead C. J., Barnett S. F. Blood parasites of birds handled for ringing in England and Wales. — Ibis, 1974b, vol. 117, N 2, p. 232—235.
- Bennett G. F., Okia N. O., Ashford R. G., Campbell A. G. Avian Haemoproteidae. II *Haemoproteus enucleator* sp. n. from the kingfisher *Ispidina picta* (Boddaert). — J. Parasitol., 1972, vol. 58, N 6, p. 1143—1147.
- Bennett G. F., Okia N. O., Cameron M. F. Avian hematozoa of some Ugandan birds. — J. Wildl. Dis., 1974c, vol. 10, p. 458—465.
- Bennett G. F., Peirce M. A. Avian Haemoproteidae. 15. The haemoproteids of the avian family Zosteropidae. — Can. J. Zool., 1981, vol. 59, N 6, p. 1155—1160.
- Bennett G. F., Witt H., White E. M. Blood parasites of some Jamaican birds. — J. Wildl. Dis., 1980, vol. 16, N 1, p. 29—38.
- Bocquet Ch., Genermont J., Lamotte M. Les problemes de l'espece dans le regne animal. Societe Zool. de France, 1980, vol. III. 452 p.
- Coatney G. R., Roudabush R. L. Some blood parasites from Nebraska birds. — Am. Midl. Nat., 1937, vol. 18, N 6, p. 1005—1030.
- Fallis A. M., Bennett G. F. Description of *Haemoproteus canachites* n. sp. (Sporozoa: Haemoproteidae) and sporogony in *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). — Can. J. Zool., 1960, vol. 38, N 3, p. 455—464.
- Fallis A. M., Wood D. M. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as intermediate host for *Haemoproteus* of ducks. — Can. J. Zool., 1957, vol. 35, N 3, p. 425—435.
- Forrester D. J., Greiner E. C., Bennett G. F., Kigave M. K. Avian Haemoproteidae. 7. A review of the haemoproteids of the family Ciconiidae (storks) and descriptions of *H. brodkorbi* sp. nov. and *H. peircei* sp. nov. — Can. J. Zool., 1977, vol. 55, N 8, p. 1268—1274.
- Garnham P. C. C. Сравнительная патология гемоспоридий. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1965, т. 34, вып. 6, с. 688—694.
- Garnham P. C. C. Malaria parasites and other Haemosporidia. Oxford, 1966. 1114 p.
- Greiner E. C. Prevalence and potential vectors of *Haemoproteus* in Nebraska mourning doves. — J. Wildl. Dis., 1975, vol. 11, p. 150—156.
- Greiner E. C. *Leucocytozoon maccluri* sp. n. (Haemosporidia: Leucocytozoidae) from a Thailand thrush, *Zoothera marginata* Blyth. — J. Parasitol., 1976, vol. 62, N 4, p. 545—547.
- Khan R. A., Fallis A. M. A note on the sporogony of *Parahaemoproteus velans* (= *Haemoproteus velans* Coatney and Roudabush) (Haemosporidia: Haemoproteidae) in species of *Culicoides*. — Can. J. Zool., 1974, vol. 49, N 3, p. 420—421.
- De Mello I. F. On haemoprotozoa of Indian birds. — 12 Congr. Int. Zool. Lisboa, 1937, vol. 2, sec. VI, p. 1391—1445.
- Peirce M. A. Some additional observations on haematozoa of birds in the Mascarene Islands. — Bull. Brit. Ornithol. Club, 1979, vol. 99, N 2, p. 68—71.
- Peirce M. A. Distribution and host-parasite check-list of the haematozoa of birds Western Europe. — J. Nat. Hist., 1981, vol. 15, N 3, p. 419—458.
- Peirce M. A., Mead C. J. Haematozoa of British birds. IV. Blood parasites of birds from Wales. — J. Nat. Hist., 1978, vol. 12, N 4, p. 361—363.
- Shamsuddin M., Mohammad M. K. Haematozoa of some Iraqi birds with description of two new species, *Haemoproteus pteroclis* and *Leucocytozoon nycticoraxi* (Protozoa: Haemosporina). — Bull. Nat. Hist. Res. Centre, 1980, vol. 7, N 4, p. 111—155.
- White E. M., Bennett G. F. Avian Haemoproteidae. 9. Description of *Haemoproteus stellaris* n. sp. and a review of the haemoproteids of the swallow family Hirundinidae. — Can. J. Zool., 1978, vol. 56, N 10, p. 2110—2116.
- Williams N. A., Bennett G. F., Mahrt J. L. Avian Haemoproteidae. 6. Description of *Haemoproteus caprimulgi* sp. nov. and a review of the haemoproteids of the family Caprimulgidae. — Can. J. Zool., 1975, vol. 53, N 7, p. 916—919.

**BLOOD PARASITES OF THE BIRDS OF THE WHITE SEA-BALTIC MIGRATIONAL
DIRECTION. 2. FAUNA AND DISTRIBUTION OF HAEMOPROTEIDS (SPOROZOA,
HAEMOSPORIDIA)**

G. A. Valkjunaš

S U M M A R Y

An analysis of the fauna and distribution of haemosporidia of the genus *Haemoproteus* in birds of the White Sea-Baltic migrational direction is given. The author examined 2605 birds belonging to 86 species. Of them 906 birds (34.8 %) belonging to 54 species were infected with haemoproteids. The fauna of these parasites is represented by 16 species. The problem of species and difficulties of specific differentiation of haemosporidia of birds are discussed.
